

生殖器官の生産量からみたシイ林の有性生殖

齋藤秀樹・中井邦彦・網野寿一・

岩月鉄平・長谷川博一・竹岡政治

HIDEKI SAITO, KUNIHICO NAKAI, HISAKAZU AMINO, TEPPEI IWATSUKI,
HIROKAZU HASEGAWA and MASAJI TAKEOKA

Sexual reproduction in a *Castanopsis cuspidata* stand in relation to
annual yield of reproductive organs

要旨：松尾大社（京都市嵐山）の境内のシイ成熟林において、リタートラップ法で1986年～1989年の生殖器官の生産量（林分当たり）を測り、また花粉生産量は開花前の雄花序当たり花粉量を基に推定した。これらの諸量を検討し、有性生殖についてえた主な結果は次の通りである。

花粉生産量は重量（218～359 kg ha⁻¹ yr⁻¹）では最大クラス、粒数（64.2～103×10¹² ha⁻¹ yr⁻¹）では突出して多く、しかも年次変動が小さかった。この莫大な花粉数は、しかし、胚珠数に見合ったものであった（花粉／胚珠の数比、4.1～8.3×10⁵）。花粉粒は小形であるから（1.94～4.30×10⁻⁶ mg）、同化産物の花粉への流れは節約されている。開花年ごとの乾物量は1609～1803 kg ha⁻¹で、雄性和雌性の部分量は逆比例の関係にあった。年度ごとの乾物生産量は1237～2204 kg ha⁻¹ yr⁻¹の範囲で、これは種子の並作～凶作の年の値である。この生産量の多少と各部分の割合との間には、一定の傾向はなかった。これは種子成熟に2カ年を要することに関係がある。また、当年生と1年生の部分の生産量は等しくなる年が多かった。結実率は低いが（5.5%～10.6%）、ほかの種と大略等しい。年々の種子数は結実率と並行して推移し、総雌花数も種子生産に関係があるようだ。種子対投資の重量比は種子の並作年に3倍、凶作年6倍で、これはほかの重力散布種子の種の値と一致した。

はじめに

種子が成熟して散布するまでには、樹木は多数の雄花を咲かせて花粉を放出し、雌花や両性花ではその一部または大多数を生理的な原因や虫の攻撃などによって脱落させる。また、種子には殻斗や果序軸といった付属部分があり、1個の種子を形成するために種子以

外の部分にも相当量の同化産物が流れている。種子の生産量が多い種は、生育場所の拡大に有利であると考えられている。一方、種子生産量が多ければ生殖器官全体に流れる同化産物が増大し、栄養組織への流れが減少する。これは生育空間の拡大が犠牲になることを意味しており、群落内での種間競争に不利である。このように考えてくると、種子生産の過程には、種に特

京都府立大学農学部造林学研究室

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural University,
Kyoto 606, Japan.

平成3年8月10日受理

有のまたは共通の様式があつて、この種子生産の様式は種のもつ生育環境への適応戦略と結び付いているように思われる。

この様式を明らかにすることは、遷移のメカニズムを理解する上に不可欠な知識となるばかりでなく、森林の物質生産を考える基礎になると確信する。

以上のような立場から、筆者らはブナ林の有性生殖の特徴を明らかにした¹¹⁾のを始め、数種類の林分^{5, 6, 9-10, 13-16)}について開花から種子散布にいたる過程での生殖器官各部分の生産量を調査し、報告してきた。今回は京都盆地をとりまく低山帯に分布するシイ (*Castanopsis cuspidata* SCHOTTKY, ブナ科) 林をとりあげる。筆者らは1982年と1983年に、京都盆地周辺のシイ5林分を調査している¹²⁾。この報告の松尾大社林分Dが、今回の調査林分と同じである。今回の調査では果序軸についても行ない、また調査区の面積も1.6倍に拡大して4年間継続して行なった。

本調査では生殖器官生産量はリタートラップ法で測定した。花粉については、開花直前に採集した雄花序試料に含まれる量を基にして推定した。この報告では、シイ林は胚珠数に見合った莫大な花粉数を、小形粒を形成して同化産物を節約する戦略をとっていると考えられること、生殖器官の生産量は大きく、各部分の割合は生産量の多少と無関係であること、また当年生と1年生の両部分への配分はほぼ等しいことを中心にとりまとめた。このほかに落下の季節性、開花年ごとの乾物量、種子豊作に関する要因、結実率、種子生産への投資、などについても述べた。

調査林分

本調査林分は京都市西京区嵐山の、松尾大社南方の山麓に所在する。この林分は松尾大社の神域であるために人為干渉はほとんどなく、自然度は高い。

調査区を設けたのは斜面の中腹～下部であり、標高は80m前後である。調査区の面積は斜面上で45m(傾斜方向)×70mの2580.3m²とした。この斜面は東向き、35°の急斜面であるが、凹凸の少ない、いわゆる一枚斜面である。

この林分は階層構造が発達している。樹高18～20mのシイの高木層の下には、シロバイが主体の亜高木層(7～10m高)が形成されていた。低木層は発達せず、樹高3～4m以下の個体が散生している。地表植生はほとんどみられない。

調査を開始した年(1986年7月)に毎木調査を実施した(Appendix 1)。調査区内のDBH≥4.5 cmの個体および調査区内に設けた小調査区(45m(傾斜方向)×5m)内のDBH<4.5cmの全個体(胸高以下の個体は本数だけ)について行なった。調査区で認めた

木本植物は33属37種であった(小調査区外の8属9種を含む)。その内訳は常緑広葉樹23種、落葉樹13種とヒノキで、この内つる植物は5種である。ヒノキは斜面上方に塊状に存在することからみて植栽されたものと思われる。

高木層はシイだけで構成されており、胸高断面積合計34.95m² ha⁻¹は林分全体の83%に達した。シイは斜面上の面積で44m²に1本存在し、これは個体間の平均距離で6.6mになる。DBHが30～45cmの個体が全体の56%を占めており、45～60cmの大径木は25%であった(Fig. 1)。シイの樹齢は、林縁の伐採木で調べたところ、45～50年生であった(前報¹²⁾で推定した約60年生の樹齢は過大である)。林冠に達したフジとカギカズラが計4本みられた。

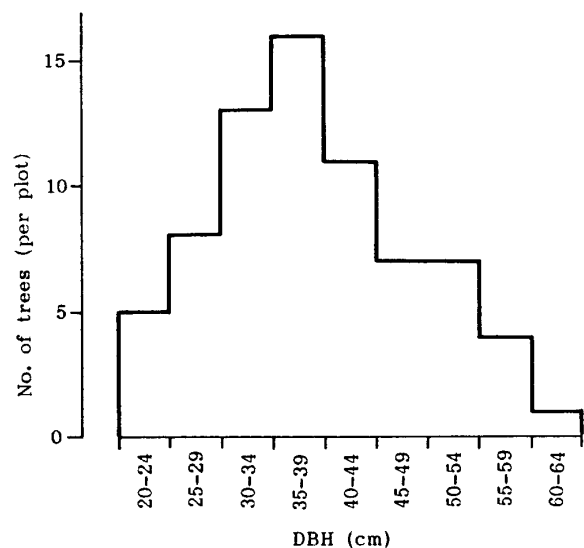


Fig. 1 Number (per plot) of overstory *C. cuspidata* by DBH in a study stand.

Area of plot: 2580.3 m² or 45 m×70 m on the slope.

Total number of trees per plot (per ha): 72 (279 ha⁻¹).

Mean DBH with ±SD for overstory *C. cuspidata*: 38.8±9.9 cm.

亜高木層は胸高断面積合計で林分全体の14%をしめ、優占種はシロバイで、とくに調査区の斜面下方で優勢であった。この層の構成種の大半は常緑樹であるが、シイの本数は少なかった。

低木層でも常緑樹が多かった。

調査林に近い京都観測所(標高41m)における平年値(1951～1978年)²⁾によると平均気温は15.8°C、年降水量は1685mmである。暖かさの指数は129.9°C month、寒さの指数は-0.6°C monthと求められた。

調査方法

1 リタートラップ法による生産量調査

リタートラップ法で、落下する生殖器官各部分の生産量を測定した。

使用したリタートラップは50cm×50cmの木わくに、排水のよい化学繊維製ゴース布（網目0.2mm）を袋状（深さ45cm）にとりつけたものである。このようなトラップを受け口を水平にして、その高さを約70cmに設置した。設置したトラップは合計20個で、その配置は傾斜方向12m（斜距離）と水平方向10mの間隔とした。

この調査の開始は1986年4月2日で、4年後の1990年4月23日に終了した。

トラップに入ったリターの採集は1カ月間隔で行なったが、雄花の落下最盛期である5月後半～6月前半には2週間の間隔で行なった年もある。採集リターはトラップごとに紙袋に入れて実験室に持ち帰り、次の部分に選別した。

雄性部分：①開花雄花序（ M_o ），②開花前の“未開花雄花序”（ M_c ）。

雌性部分：開花した年ごとに、③見かけ上健全な成熟“種子”（ S ），④これらの種子を包んでいた大形の“殻斗”（ C ），⑤雌花（一部、未開花を含む），虫害果実，虫・獣害種子を含めた“未熟果実”（ F_i ），⑥雌花序および果序の主軸（ A ）（以下，“主軸”と呼ぶ）。

以上の項目について、重量および個数を測定した。重量は85℃で48 h乾燥した後で、感量1mgで測った。なお、当年生主軸重には雌花（未熟果実）を含めて測定している。未熟種子や虫・獣害種子の個数は数えていない。

これらのほかに樹種別の落葉，枝皮，虫ふん，雑の重量も測定した。

2 開花前の雄花に含まれる花粉量

シイの雄花は尾状花序を形成しており、花序の主軸のまわりに多数の雄花（ mf ）がついている。開花後、葯の一部は花糸から離れ、一部の雄花は主軸から脱落するが、この主軸は破損せずに落下するから、開花した雄花序の個数を測定することができる。

シイは虫媒花であり、開花で花粉は四散する。そこで林分花粉生産量（ P ）は、開花前の雄花序に含まれる平均花粉量（ p ）を測定して、次式から求めた。

$$P = M_o \cdot p \quad (1)$$

$$\text{ここで、} p = mf \cdot p' \quad (2)$$

$$p' = s' \cdot p'' \quad (3)$$

p' は雄花当たりの平均花粉量， s' は雄花につく平均雄ずい数， p'' は雄ずい当たり平均花粉量である。

また、雄花序につく平均雄ずい数（ s ）は、

$$s = mf \cdot s' \quad (4)$$

になる。

M_o の測定は1節で述べたから、本節では mf ， s' および p'' （重量と粒数）の測定方法について述べる。

まず、本調査林分の林縁のシイ4本を選定し、この試料木から試料にする開花前の雄花序を小枝ごと採集した。採集日は採集適期と思われる5月9日～16日である（Appendix 2参照）。本調査期間中は、同じ試料木の、ほぼ同じ樹冠位置から試料を採集したが、1990年の試料木No.2にはほとんど着花が認められなかったので欠測である。

2.1) 雄花数（ mf ）

シイの雄花序は当年生シュートの葉腋につき、シュートの先端には雌花序がつく。試料の抽出をランダムにするために、まず当年生シュートを切りとり、これにつく全ての雄花序について雄花数を測定した。測定した雄花序が100個をこえるまでシュートを追加して測定を続けた。ただし、1986年と1987年の試料木No.3は50個以上とした。1989年と1990年には、雌花序につく雌花数も測った。

2.2) 雄ずい数（ s' ）

1本の試料木から雄花序10個を抽出し、各雄花序からは6雄花を抽出むらのないように選んで、これらにつく雄ずい数を測定した。合計60雄花を1本の試料木について測ったことになる。

2.3) 雄ずい当たりの花粉重（ p ）

雄花序の基部，中央部，先端部の3カ所から各々葯4個をとり、合計12葯に含まれる花粉をまとめて1枚のホールスライド上の水滴中に流出させ、乾燥後にその重量を測り、 p を求めた。1本の試料木から5雄花序を選んだから、合計60個の葯の花粉量を測ったことになる。乾燥方法はリターフォールと同じであるが、天秤は感量0.01mgのSartorius 2024MP6を用いた。

2.4) 雄ずい当たりの花粉数（ p'' ）

花粉重の測定に用いた雄花序で、同様に3カ所から各々1個の葯をとり、1葯中の花粉を1枚のスライドガラス上の水滴中に流出させてプレパラートを作成し、メカニカルステージ付き光学顕微鏡（100倍）を用いて花粉数を測った。1本の試料木からは5雄花序、合計15の雄ずいを試料とした。この測定用試料には、50%酢酸溶液で固定したものをを用いた。

結果および考察

1 生殖器官の落下の季節性

1.1) 雄花序

開花した雄花序の落下の季節変化をFig. 2 aに、開

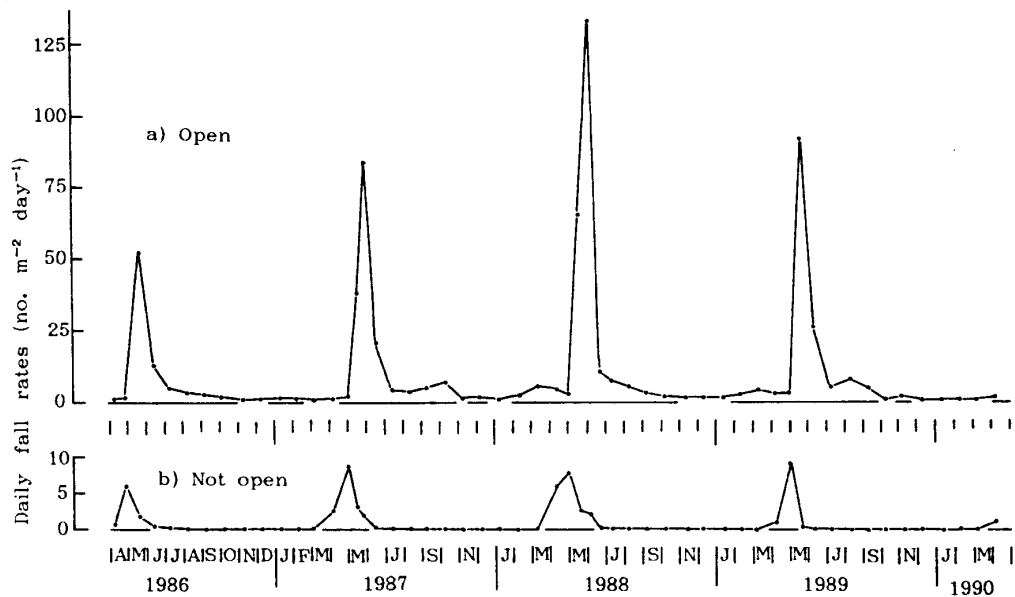


Fig. 2 Seasonal fluctuations in daily fall rates of male catkins, open (a, upper) and not open (b, lower)

花前に落下したものをFig. 2 bに示した。この図の縦軸は、1採集期間の落下数を1日当たりであらわした日落下速度 ($\text{no. m}^{-2} \text{ day}^{-2}$) を用いた。

開花雄花序の落下ピークは5月後半～6月前半に認められる。この傾向は4カ年とも同じであった。本調査林分の開花期は5月10日前後であるから (Appendix 2 参照), 開花後の1カ月間に年間落下数の約70%が落下したことになる。6月後半～翌年4月の期間には、少数 ($1 \sim 5 \text{ m}^{-2} \text{ day}^{-2}$) だが、途切れずに落下が認められた。以上の季節変化の傾向は、前回の調査¹²⁾でも認められている。

なお、開花期～6月の期間において、前年春に開花した雄花序が落下して当年生のもと混ぜることもあったが、その個数はごく少なかった。

未開花の雄花序の落下は、開花したものより時間的に早く、4月～5月前半に集中していた。この期間に大半が落下している。未開花のものでは、冬芽が開いて少し伸びたシュートごと落下したものが多く、これは強い風雨によって脱落したと推定される。

1. 2) 果実と主軸

開花年ごとに、未熟果実の日落下速度の季節変化をFig. 3 aに、種子のそれをFig. 3 bに、主軸はFig. 4に示した。

未熟果実の落下には二つの大きなピークがみられる。一つは開花直後の5月後半～6月で、この期間には主軸の落下も著しい。これは雌花序が落下したことを意

味し、生理的な原因によると思われる。二つ目は開花翌年の7月～11月であり、とくに8月と9月に集中している。この期間の落下は、主軸から分離した果実が主で、生理的原因のほかに虫害果実が含まれていた。

開花翌年にみられる主軸落下のピークは10月～11月にあり、これは未熟果実の二つ目のピークより約2カ月遅れてあらわれている。主軸の二つ目のピーク時には、種子も落下のピークを迎えている。これは、種子が成熟し、種子をつけていた主軸も枯れて、母木からの分離をあらわしている。開花翌年の10月中旬には、生きている果実は存在しなくなる。

殻斗の落下は種子よりも長期間継続 (約1年) した。

未熟果実や主軸の落下には前述の二つのピークのほかに、開花した年の8月～10月と、翌年の開花期を中心にした約2カ月間の小ピークが認められた。これらの期間に落下する主軸には、当年生か1年生かの判断が困難なものが含まれていた。この小ピークの問題は別の調査を基に報告する予定である。

以上から、果実はその発達の程度により3段階 (雌花, 未熟, 成熟) に分かれて落下することがわかった。未熟果実の成長は落下期より以前に停止するはずであるから、果実はほとんど成長しないまま枯死脱落すると考えられる (3. 2 節, Fig. 5 を参照)。これは同化産物の節約になる。

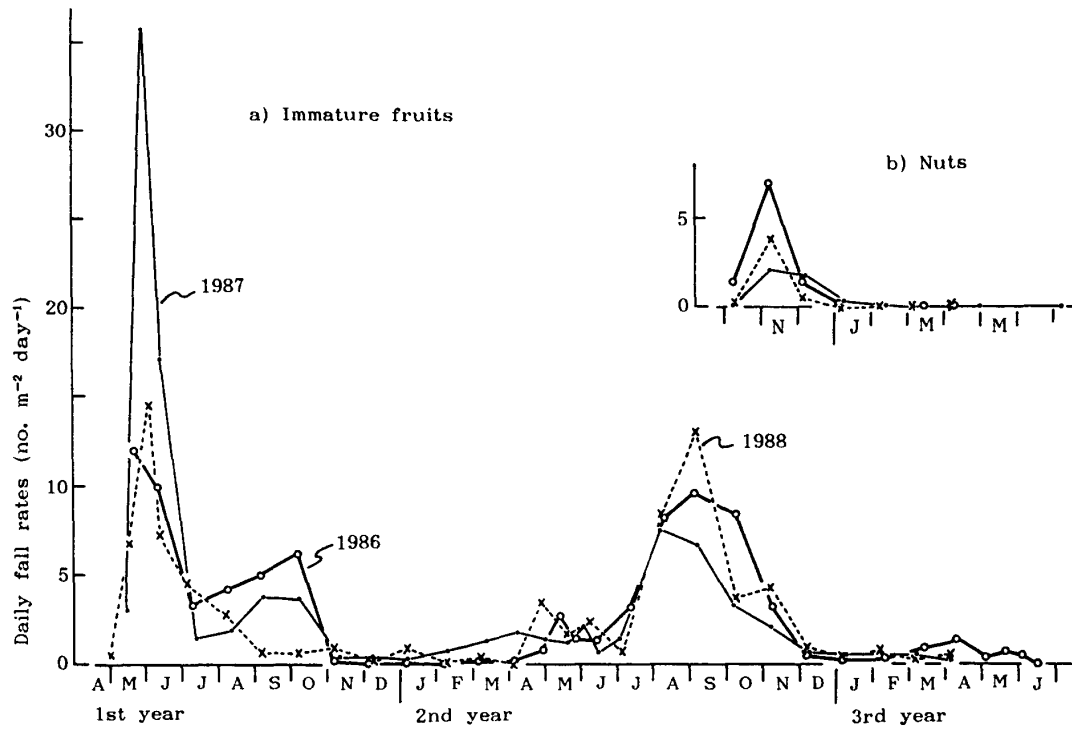


Fig. 3 Seasonal fluctuations in daily fall rates of immature fruits (including female flowers and insect- and animal-damaged fruits) (a, lower) and nuts (mature and apparently sound) (b, upper) by the year of anthesis.

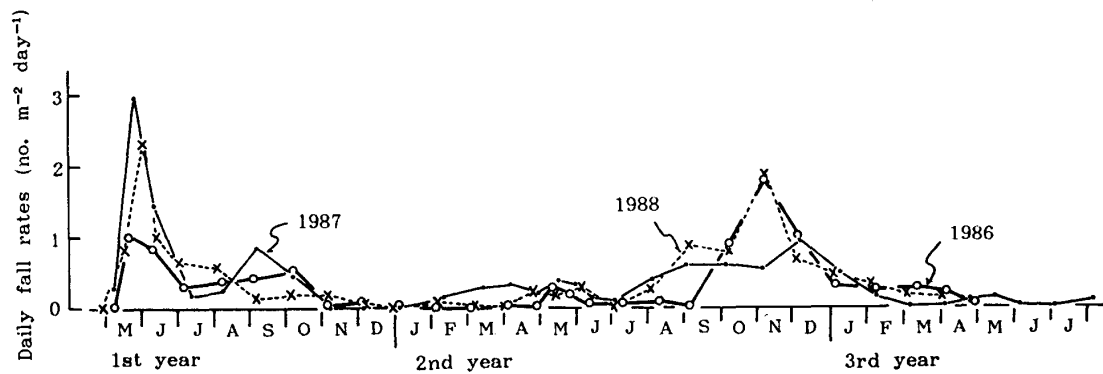


Fig. 4 Seasonal fluctuations in daily fall rates of main axes of infructescences by the year of anthesis.

Table 1. Mean amount (by dry weight and number) of pollen contained in male catkins before anthesis.

Year of anthesis	1986	1987	1988	1989
Number of				
stamens per flower: s'	11.2—12.2	11.6—12.4	10.4—12.4	11.3—12.1
flowers per catkin: mf	37.5—46.0	30.9—64.0	34.6—49.6	40.4—62.0
stamens per catkin: s	425.6—524.4	383.2—742.4	359.8—565.4	456.5—713.0
Weight of pollen				
per stamen: p'' (mg)	0.0165—0.0265	0.0097—0.0202	0.0130—0.0243	0.0135—0.0178
per flower: p' (mg)	0.201—0.313	0.119—0.240	0.135—0.282	0.153—0.215
per catkin: p (mg)	10.2; 7.54—13.0	8.14; 3.90—13.8	8.47; 4.67—11.0	8.60; 6.18—10.5
Number of pollen grains				
per stamen: p''	5349—7569	5012—6347	4537—6942	4284—6173
per flower: p'	65300—89300	61600—75500	50300—80500	48400—74700
per catkin: p ($\times 10^6$)	3.00; 2.45—3.46	2.75; 2.02—4.23	2.42; 1.74—3.05	3.08; 1.96—4.11
Weight of a single grain: W_{pg} ($\times 10^{-6}$ mg)	3.35; 2.92—3.91	2.86; 1.94—3.25	3.43; 2.69—4.30	2.87; 2.57—3.15

Figures represent the average for four trees (three in 1989), from which male catkins before anthesis were collected, and the minimum to maximum value among each tree's average in italics (cf. Appendix 2).

W_{pg} : weight of pollen grains per stamen divided by grain number.

2 花粉生産量

2.1) 開花前の雄花に含まれる花粉量

Table 1は雄花序当たりの花粉重と花粉数を求めたもので、試料木(4本)別の平均値の最小値と最大値の幅(イタリック数字)および4本の平均値(正体数字)を示した。なお、試料木ごとの平均値はAppendix 2に示してある。

年度ごとの雄花序当たりの平均花粉重をみると8.14 mg (1987年)~10.2 mg (1986年) (平均8.85 mg), 同じく花粉数は 2.42×10^6 (1988年)~ 3.08×10^6 (1989年) (平均 2.81×10^6)の範囲に求められた。年度間のこの花粉量 p の違いは、最大で1.3倍(最大値/最小値の比で示す。以下、同じ)であった。

試料木別の平均値 p をみると較差が大きく、花粉重では1.7倍(1986年, 1989年)~3.5倍(1987年), 花粉数は1.4倍(1986年)~2.1倍(1987年, 1989年)である。この較差は、雄花序を構成する雄花数 mf と雄ずい当たり花粉量 p' の違いに起因している。雄花につく雄ずい数 s' は、試料木によって1~2個の差がみられる程度で安定していた。

同じ年の試料木間で mf を比べると、1.2倍(1986年)~2.1倍(1987年)の違いがみられるが、これは試料木No. 3の値がとくに大きいことによっている。残りの3本の mf は似た値であった。同様に p'' の花粉重を比べると、試料木の順位はNo. 2 > 3 > 1 > 4, とくにNo. 2が重く、No. 4が軽い(年別の較差は1.3~2.1倍)。また、 p の花粉数ではNo. 2が多く、少ないのは年に

よりNo. 1, 3, 4のどれかであった(同1.3~1.5倍)。ただし、1989年のNo. 2は欠測である。このように、 p の大小を決める要因 mf と p'' の、試料木での順位が一部で一致したために、 p での較差が拡大したわけである。

ここで p'' について、花粉重を花粉数で除して花粉1粒の平均重 W_{pg} を求めると、試料木と年によって 1.94×10^{-6} mg (1987年のNo. 4)~ 4.30×10^{-6} mg (1988年のNo. 3)の範囲にあった(Appendix 2)。 W_{pg} のこの2.2倍の違いは、花粉粒を球体と仮定して求めた直径の違いにすると約1.3倍にあたる。この W_{pg} を試料木間で比較すると、No. 3が重く、No. 4は軽い年が3カ年あり、しかし1989年は重かった。

2.2) 林分の花粉生産量推定

Table 1に示した年ごとの平均花粉量 p とリタートラップ法で測った林分の開花雄花序数 Mo から、式(1)を用いて林分花粉生産量 P を推定したのがTable 2である。

重量での P は218~359(4カ年の平均271) $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$, 粒数では $64.2 \sim 103$ (同85.8) $\times 10^{12} \text{ ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ と求められた。これらの値は他の樹種の花粉生産量と比べて大きい。また年次変動が小さいことも特徴である。

筆者らが本調査と同じ方法で測定した花粉生産量(重量)のなかで、今回の値とほぼ同じ生産量を示すのはコナラの老齢林(141~356, 平均266 $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$)⁴⁾とオオバヤシャブシ幼齢群落(212と296 $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$)⁶⁾であった。ほかに、豊作年にだけ200

Table 2. Estimation of annual pollen production rates in study stand using Eq.(1).

Year of anthesis	1986	1987	1988	1989	Mean
Mean amount of pollen per catkin (p) ^a :					
Dry weight (mg)	10.2	8.14	8.47	8.60	—
Grain number	3.00×10^6	2.75×10^6	2.42×10^6	3.08×10^6	—
Production rates of open male catkins per ha (Mo) ^b :					
(no. ha ⁻¹ yr ⁻¹)	21.41×10^6	31.70×10^6	42.38×10^6	28.92×10^6	—
Production rates of pollen per ha (P):					
Dry weight (kg ha ⁻¹ yr ⁻¹)	218	258	359	249	271
Number (no. ha ⁻¹ yr ⁻¹)	64.2×10^{12}	87.2×10^{12}	103×10^{12}	89.1×10^{12}	85.8×10^{12}

Equation (1): $P=Mo \cdot p$. ^a: see Table 1. ^b: see Table 5.

～300 kg ha⁻¹yr⁻¹に達する樹種があり、ウラスギ⁹⁾、ヒノキ⁷⁾、オニグルミ(若齢林)⁵⁾、ブナ¹¹⁾などである。しかし、これらの種では凶作年の生産量が少なく、最小値をこの樹種の順にあげると5.0, 14.59, 41, 0.04 kg ha⁻¹yr⁻¹にすぎない。以上から、花粉重ではシイは最も生産量の多い樹種の一つといえる。

一方、粒数での P については、今回のような大きな値はほとんどみあたらない。オモテスギで豊作年の 130×10^{12} ha⁻¹yr⁻¹が唯一である⁹⁾。しかし、豊凶差が著しく大きい。重量で一致したコナラの老齢林は1/2, オオバヤシャブシ幼齢群落(未発表)は1/3の値に相当している。豊作年の最大値を比べても、ウラスギとヒノキは本調査の値の1/2, オニグルミとブナは1/10にすぎない。

このように粒数の生産量は他の樹種に比べて突出しているのに、重量では似た値がほかにあるのは、シイの花粉粒(W_{pg})が軽いことに原因がある(Table 1)。今回と同様の方法で求めた W_{pg} で、最も軽い樹種はヒノキの 5.64×10^{-6} mgであった⁷⁾。しかし、この値もシイの約2倍もある。故に、シイの花粉の生産戦略としてみれば、受粉に必要な多量の花粉を、小形花粉を形成することで同化産物の節約をはかっていると解釈できる。この点については、胚珠数との関係から4.5節で再び述べる。

次に、花粉生産量の年次変動をみると1.6倍と小さい。継続調査年数が今回以上の林分では、アカマツ若齢林の5年間調査で1.7倍の例があるにすぎない⁸⁾。

本調査林分で、1982年および1983年に測った資料¹²⁾は次の通りである。

重量: 620および56 kg ha⁻¹ yr⁻¹

粒数: 260および 55×10^{12} ha⁻¹ yr⁻¹

1982年の値は大きくて、今回の調査期間内には出現しなかった値である。翌1983年には前年の1/5～1/10に急落している。このほか、筆者が8年間測ったシイ

林では8.8倍の年次変動を記録した(未発表)。以上から判断して、シイは花粉生産量の年次変動が小さい種であるけれども、今回のような小さい年次変動は、たまたま遭遇した事例であると考えられる。

3 乾物生産量

3.1) 開花年ごとの乾物量

シイの種子は開花翌年の秋に成熟する。そこで開花年ごとに生殖器官各部分の乾物量をTable 3に、各部分が全体に占める割合をFig. 6 aに示した。調査期間4年の内で、花から種子までの全過程を測定できたのは1986年～1988年の3カ年に開花したものである。

生殖器官全体の乾物は1609～1803 kg ha⁻¹の範囲で、年次変動はほとんどなかった。

しかし、各部分については2倍以上の変動が認められる(Table 3の最大値/最小値の比には1986年～1989年に対するものと、1985～1988年のものの2通りがあるので注意)。Table 3に示すように、雄性部分が多い1987年および1988年には雌性部分が少なく(30%～40%)、逆に雄性の少ない1986年には雌性が多い(60%)。1986年には雄性部分は全体の40%しか占めていないが、この年は種子が多く(35%)、これを包んでいた殻斗も多くなっている(10%)。このように乾物量で判断すれば、雄花生産と種子生産との間には逆比例の関係が認められた。換言すれば、花粉生産は種子の豊凶に無関係だということになる(4.4参照)。

なお、種子の豊凶の判断は4.4節で行なう。

3.2) 果実と果序軸の重量成長

シイの雌性部分の成熟には2年間を要するので、果実と主軸の成長を1年目(当年生)と2年目(1年生)に分ける必要がある。

両者の重量成長の過程を、成熟時を100としてあらわしたのがFig. 5である(岩月¹¹⁾の資料による)。果実の1年目の成長は0.3%にすぎず、2年目の8月後半～10月前半の2カ月間に95%が増加した。これから、

Table 3. Dry weight of each reproductive organ component by the year of anthesis, measured by the litter trap method (kg ha⁻¹).

Year of anthesis	1985	1986	1987	1988	1989	Mean	M/M ratio
Male parts:							
catkins, open (<i>Mo</i>)		455.3	830.4	626.8	304.0	554.1	2.7
pollen (<i>P</i>)		218	258	359	249	271	1.6
catkins, not open (<i>Mc</i>)		15.4	13.7	22.5	34.8	21.6	2.5
total (<i>M</i>)		689	1102	1008	588	847	1.9
Female parts:							
nuts (<i>S</i>)	372.5	631.6	255.5	268.6		385.3	2.5
burs (<i>C</i>)	101.6	202.0	69.2	83.6		118.2	1.9
immature fruits (<i>Fi</i>)		164.6	98.2	192.7		151.8 ^a	2.0 ^a
main axes (<i>A</i>)		115.6	84.5	98.1		99.4 ^a	1.4 ^a
total (<i>F</i>)		1113.8	507.4	643.0		754.7 ^a	2.2 ^a
Reproductive parts (<i>R</i>)							
		1803	1609	1651		1688 ^a	1.1 ^a

M/M ratio: ratio of the maximum to minimum value. ^a: values for 1986—1988.

P: from Table 2. *Fi*: including female flowers and damaged fruits.

A: including female inflorescences before anthesis and 0-yr-old fruits bearing on 0-yr-old main axes of infructescences. *R*: sum of male and female parts (= *M*+*F*).

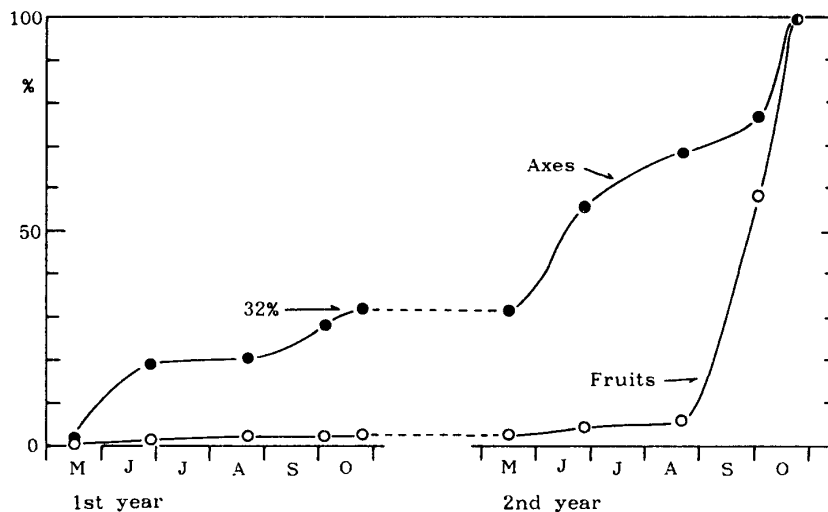


Fig. 5 Development of fruit dry weight and the main axes of infructescences. Redrawn from IWATSUKI (1989)¹⁾.

果実（種子と殻斗）は、2年目の同化産物が流れて成熟すると考えることができる。主軸は1年目に32%、残りは2年目に増加した。

主軸*A*の成長を1年目 (*A*₀) と2年目 (*A*₁) とに、次式で分けた。

$$A = A_0 + A_1 \tag{5}$$

$$A_0 = a \cdot y + L_0 + G_0 \tag{6}$$

$$A_1 = (1-a) \cdot y + L_1 + G_1 \tag{7}$$

*G*₀と*G*₁は当年生および1年生の部分の被食消費量で、これはゼロと仮定した。*L*₀と*L*₁は同様に枯死脱

落量である。*y*は成熟して落下した主軸重、*a*は1年目に成長する割合 (0.32) である。

なお、未熟果実については、開花～翌年3月中旬までに落下したものを1年目、3月以降を2年目のものとして分けることができる。

3.3) 年間生産量 (年ごとの同化産物の投資)

先の3.2節の結果から、各年の同化産物が生殖器官の各部分に流れた量 (乾物生産量) をまとめたのがTable 4aである。生殖器官全体*R*では1237～2204 (平均1643) kg ha⁻¹yr⁻¹で、年による違いは1.8倍となった。

本調査林分での前回の調査¹²⁾によると、1982年3月25日から1年間に落下した重量は、花粉を含めるが主軸を除いて2848 kg ha⁻¹yr⁻¹、この翌年度は2629kg ha⁻¹yr⁻¹であった。この落下量は、先述の果実の成長経過からみて年ごとの乾物生産量とみなせる。そこで、前回の2カ年を合わせた6カ年間における各年の乾物生産量をみると、少ない年で1.2 ton ha⁻¹yr⁻¹、2 ton ha⁻¹yr⁻¹をこえる年が3カ年もみられる。本調査林分のシイの落葉は3年間平均2.66 ton ha⁻¹yr⁻¹であるから（未発表）、これと比べてみて生殖器官の生産に投資される同化産物は多いといえる。

Table 4 aの値を、春に開花してその年の秋に種子が成熟する樹種での乾物生産量と比べる。ブナ林¹¹⁾の豊作年には3.3 ton ha⁻¹yr⁻¹という今回の値をはるかにこえる値を記録しているが、7年間の平均0.66 ton ha⁻¹yr⁻¹は今回の値の40%程度にすぎない。トチノキ林¹³⁾の豊作年に2 ton ha⁻¹yr⁻¹、平均1.2 ton ha⁻¹yr⁻¹という値と比べてもシイは多い。オニグルミ⁵⁾、コナラ¹⁴⁾、ミズナラ¹⁰⁾、オオバヤシャブシ⁶⁾の各樹種の値は、シイの凶作の値より小さい。

以上からわかるように、シイ林で生殖器官の生産に年々使われる同化産物はほかの樹種に比べて多い。この現象は、シイが生育期間の長い暖温帯に分布することに関連があると思うが、この件は別の機会に議論する予定である。

3.4) 雄性と雌性への配分

Table 4 aを基にして、年ごとの同化産物が各部分に流れた割合をFig. 6 bに示した。雄性部分は、1988年以外は50%ちかくを占める。1988年は雄性の乾物量が多いうえに種子が少ないので、雄性は65%に達した。このように雄性の割合が高い傾向はオニグルミ⁵⁾やコナラの老齢林¹⁴⁾に似ている。

この割合は同じ樹種でも林齢によって異なる^{10,14)}うに、同じ生育段階の林分でも立地によって異なる例もみられる¹⁵⁾ので断言できないが、シイは雄性部分への投資が大きい樹種といえる。

さらに詳しい検討をすると、生殖器官の生産量が大きい1987年には雄性への流れは50%であった。一方、1987年の値の56%にすぎない1989年にも、雄性に50%が流れている。1986年と1988年の生産量はほぼ等しい

Table 4 a. Dry-matter allocation among components of reproductive organs (kg ha⁻¹ yr⁻¹).

Year	1986	1987	1988	1989	Mean	M/M ratio
Male parts:						
catkins, open	455.3	830.4	626.8	304.0	554.1	2.7
pollen	218	258	359	249	271	1.6
catkins, not open	15.4	13.7	22.5	34.8	21.6	2.5
total	689	1102	1008	588	847	1.9
Female parts:						
nuts	372.5	631.6	255.5	268.6	382.1	2.5
burs	101.6	202.0	69.2	83.6	114.1	2.9
immature fruits ^b	340.7	164.6	98.2	192.7	199.1	3.5
main axes, total (A)	115.1	103.4	81.4	104.1	101.0	1.4
main axes, 0-yr-old (A ₀)	53.7	41.5	38.4	(44.5)	44.5 ^c	1.4 ^c
main axes, 1-yr-old (A ₁)	61.4	61.9	43.0	59.6	56.5	1.4
total	929.9	1101.6	504.3	649.0	796.2	2.2
Reproductive parts	1619	2204	1512	1237	1643	1.8

M/M ratio: ratio of the maximum to minimum value. ^b: 1-yr-old fruits or fall rates from April to March in the following year. ^c: values for 1986—1988. (): from the mean value for 1986—1988. The allocation of assimilation products in main axes of infructescences between 1st and 2nd growing season was done as follows.

$$A = A_0 + A_1 \quad (5)$$

$$A_0 = a \cdot y + L_0 + G_0 \quad (6)$$

$$A_1 = (1 - a) \cdot y + L_1 + G_1 \quad (7)$$

A, A₀, A₁: assimilation products (dry matter) distributed to main axes in total, 1st and 2nd growing season, respectively. L₀, L₁: loss of 0- and 1-yr-old main axes due to death. G₀, G₁: loss of 0- and 1-yr-old main axes due to grazing. y: yield of the main axes matured.

a: percentage of growth during 1st growing season (32% from Fig. 5).

A₀: including female flowers and 0-yr-old fruits borne on 0-yr-old main axes.

Table 4 b. Dry-matter allocation between 0- and 1-yr-old parts of reproductive organs (kg ha⁻¹ yr⁻¹).

Year	1986	1987	1988	1989	Mean
0-yr-old parts:					
catkins, open	455.3	830.4	626.8	304.0	554.1
pollen	218	258	359	249	271
catkins, not open	15.4	13.7	22.5	34.8	21.6
total, male	689	1102	1008	588	847
main axes, 0-yr-old (A ₀)	53.7	41.5	38.4	(44.5)	44.5 ^c
total	743	1144	1046	632	891
1-yr-old parts:					
nuts	372.5	631.6	255.5	268.6	382.1
burs	101.6	202.0	69.2	83.6	114.1
immature fruits ^b	340.7	164.6	98.2	192.7	199.1
main axes, 1-yr-old (A ₁)	61.4	61.9	43.0	59.6	56.5
total, female	876.2	1060.1	465.9	604.5	751.8
Reproductive parts	1619	2204	1512	1237	1643

^{b, c} A₀, A₁: see the footnote of Table 4 a.

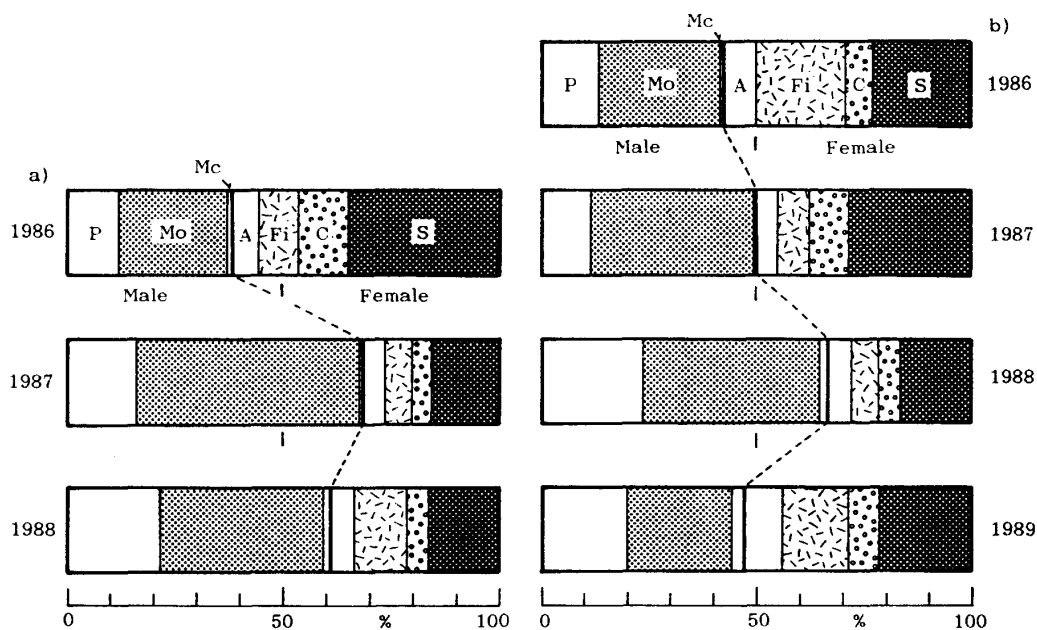


Fig. 6 Percentage dry weight of each reproductive organ component in relation to the year of anthesis (a, left) and dry-matter allocation by year (b, right).

Male: pollen (P); male catkins, open (Mo); male catkins, not open (Mc).

Female: mature and apparently sound nuts (S); large burs (C); flowers, immature and insect- and animal-damaged fruits (Fi); main axes of infructescences (A).

が、雄性的割合は40%と65%で、差がみられた。つまり、シイのばあい、各年の同化産物が生殖器官へ流れる量と、それが各部分へ分流する割合との間には関係

がみられない。この原因は、①開花年の異なる二つの雌性部分と同じ樹体に共存すること、②雄性和雌性の量がほぼ等しいうえに、雌性への流れの大半は2年目

に起こること, の二つがあげられる。

3.5) 当年生と1年生の部分への配分

Table 4 bは同化産物の流れを当年生部分と1年生部分とに分けて示したものである。これとTable 4 aの違いは, 当年生主軸 A_0 が雄性部分の方に移ったことである。 A_0 は少ないから, 3.4で述べた雄性の割合が2%~4%大きくなる程度の違いである。

当年生部分の値は632~1144 kg ha⁻¹yr⁻¹, 1年生部分は466~1060 kg ha⁻¹yr⁻¹の範囲にあった。雄花が多くて種子の少ない1988年には, 当年生部分>1年生部分であるが, ほかの3カ年は両者は大略等しかった。

4 個数でみた生産量

開花年ごとに形成された生殖器官各部分の個数をまとめたのがTable 5である。花粉数については, 2節ですでに述べた。

4.1) 開花しない雄花序

開花および未開花の雄花序を加えた総雄花序の個数(M_f)の内が開花した割合は91%~93%, つまり未開花で落下したのは7%~9%になる。

この未開花率は樹種によっても違ふし, 林分によっても違ふ。ブナ¹¹⁾, コナラ^{14,16)}, ミズナラ¹⁰⁾では未開花率は0~数%にすぎない。オニグルミも老齢林で21%という例があるが, ほかの年や若齢林ではゼロにちかい⁵⁾。トチノキでは2.6%~8.2%と11%~16%の林分があった¹³⁾。故に, シイの未開花率は一般的な値といえる。

4.2) 結実率

雌花, 未熟果実および殻斗を加えた総雌花数(F_f)を求めると20.71~26.26(3カ年平均, 23.41)×10⁶ ha⁻¹yr⁻¹になり, 年次変動は1.3倍と小さい。

F_f に対する種子数の割合, すなわち結実率(S/F_f)は1986年が10.6%, 1987年 5.5%, 1988年 6.2%になった。また, 落果率(F_i/F_f)では85%~93%と高くなる(4.3節で述べるように種子キ殻斗なので, $F_i \approx F_f - S$ に注意)。

ここで主軸1本についての平均雌花数を, F_f/A から求めると6.9~10.7(平均8.6)個になる。一方, 試料木4本から採集した当年生シュートについていた雌花序を調べたところ, 1988年は平均16.5個の雌花がついており, 1989年には17.4個であった。これらの値は前述の F_f/A から求めた値より大きい。この違いは, ①雌花が開花しなかった可能性と, ②雌花は小形(生体で, 花柱を含めた高さ1.8 mm, 直径1 mm)であるから, 主軸から分離脱落し, 虫ふんにまみれたものをリター中から選別するさいに見落として過小値になることなどが考えられる。そこで, 前述の2カ年について測った雌花序当たりの平均雌花数17個を各年の主軸数 A に乗じて総雌花数 F_f^* を求め, これを基にした結実率 S/F_f^* は2.5%~6.5%に縮小した。

シイ林の小さな結実率は, コナラ二次林⁴⁾の0.8%に次ぐものである。また, 筆者らによるコナラ^{14,16)}, ミズナラ¹⁰⁾に大略等しいし, オニグルミの老齢林⁵⁾, トチノキ¹³⁾の値にもちかくて, 例も多い。一方, ブナのように凶作年0%~0.6%, 豊作年72%~91%(シイナを含む)%と較差が大きい種もある¹¹⁾。

4.3) 種子数と殻斗数の違い

種子と殻斗の個数を比べると, 同じ開花年でも種子<殻斗で, 1.1倍(1985年)~1.4倍(1986年)の違いがある。これには, ①殻斗の虫害の有無が明解でないこと, ②リター採集時に種子と殻斗は分離しているから殻斗が大形でも種子が成熟して健全であったかど

Table 5. Number of each reproductive organ component by the year of anthesis, measured with 20 litter traps (each 50 cm×50 cm in mouth area)(×10⁶ ha⁻¹).

Year of anthesis	1985	1986	1987	1988	1989	Mean	M/M ratio
Male parts:							
catkins, open (M_o)		21.41	31.70	42.38	28.92	31.10	2.0
pollen (P)		64.2×10 ⁶	87.2×10 ⁶	103×10 ⁶	89.1×10 ⁶	85.8×10 ⁶	1.6
catkins, not open (M_c)		2.088	3.222	3.902	2.054	2.817	1.9
catkins, total (M_f)		23.49	34.92	46.28	30.97	33.92	2.0
Female parts:							
nuts (S)	1.626	2.784	1.270	1.284		1.741	2.2
burs (C)	1.772	3.872	1.444	1.674		2.191	2.7
immature fruits (F_i)		22.39	21.84	19.04		21.09 ^a	1.2 ^a
main axes (A)		2.452	2.850	2.990		2.764 ^a	1.2 ^a
total flowers (F_f)		26.26	23.29	20.71		23.41 ^a	1.3 ^a

M/M ratio: ratio of the maximum to minimum value. *: values for 1986-1988.

P : from Table 2. $M_f = M_o + M_c$. F_f : total or potential number of female flowers ($= F_i + C$).

うかが確かめられないのが大きな理由で、ほかに ③ 樹上での被食も考えられる。種子と殻斗の個数が一致しなくても、総雌花数の推定に影響しないし、本報告での考察に支障はない。

4.4) 種子生産の豊凶

開花年1985年～1988年の種子数は $1.270 \sim 2.784 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ の範囲に入った。本調査林分での前回の調査¹²⁾では1982年の落下数が $2.77 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、1983年 $5.66 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。今回の最大値を示した1986年の値は1983年の落下数の1/2にしか当たらない。前回の5林分の値のなかには、今回の2～3倍の種子生産が報告されている¹²⁾。以上から判断すれば、4年間の本調査期間には種子豊作の年はなく、1986年の $2.784 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ は並作の種子数といえる。

種子数 S の多少に影響するのは総雌花数 Ff 自体と結実率 S/Ff である。すなわち、

$$S = Ff \cdot (S/Ff) \quad (8)$$

である。

S の変動に対応させて Ff 、 S/Ff 、さらに花粉数 P を示したのがFig. 7である。この図から、 S の変動は S/Ff と並行して推移する。また Ff も S に関係すると考えられる。

しかし、シイの種子の成熟には2年を要するので、今回の調査結果は3カ年の対応しかできず、とくに S が激変した1985年から1986年への Ff と S/Ff の変化がわからない。

種子の豊作に結実率や総雌花数が関与することはコナラ¹⁴⁾、ミズナラ¹⁰⁾、トチノキ¹³⁾でも報告した。

Fig. 7では、 P の変化と S/Ff のそれと無関係である。これはコナラでも認められている¹⁴⁾。

4.5) 花粉数と胚珠数の関係

シイの子房は3室で、各室には胚珠が2個ある³⁾。そこで Ff から林分の総胚珠数 Ov を求め、この Ov に対する P の比(P/Ov)は 4.1×10^5 (1986年)～ 8.3×10^5 (1988年)の範囲になった。また、リターからの選別時に小形の雌花の見落としを心配して推定した Ff^* (4.2節参照)を用いたときの P/Ov^* は $2.6 \sim 3.4 \times 10^5$ の値と推定した。

P/Ov の年次変動は、種子のそれと対応していない。

筆者らは P/Ov は年次変動を示さずにはほぼ一定の範囲に入ると考えてきた⁹⁾。この値には2倍の違いがあったが、この程度の違いはほかの樹種でも認められている^{13,10)}。また、今回の値は前回調査の値($6.0 \sim 17 \times 10^5$)¹²⁾にもちかい。

シイ林の P/Ov はミズナラ、コナラ、トチノキ、スギ、ヒノキの林分での比¹³⁾とオーダは一致している。これからみて、ほかの種に比べて突出して多い花粉数

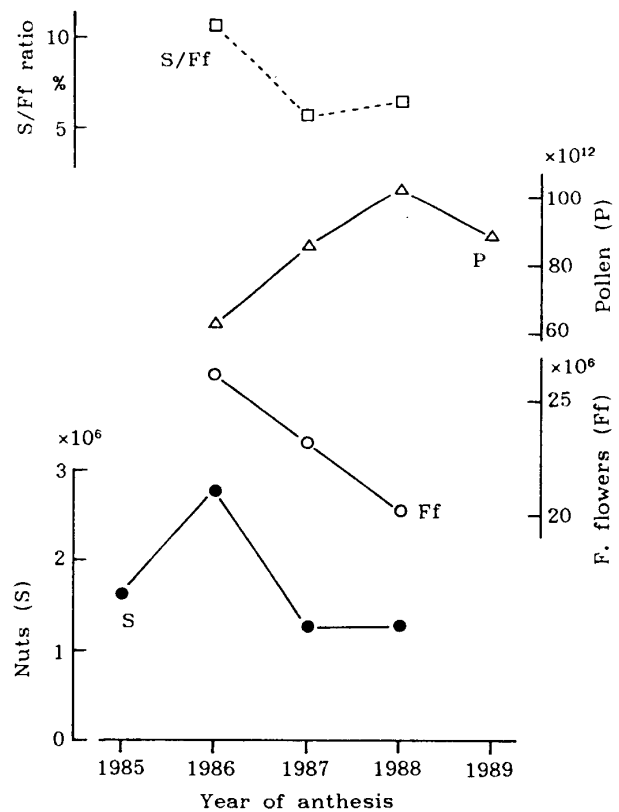


Fig. 7 Year-to-year fluctuations in the numbers of nuts (S), female flowers (Ff) and pollen grains (P), and that in the numerical ratio of nuts to female flowers (S/Ff).

は(2.2節)、総胚珠数に見合ったものであったと結論される。

以上からシイ林の有性生殖の戦略を次のようにまとめることができる。胚珠1個に対して放出される花粉数はほかの種と大差がない。しかし、総胚珠数が多いので花粉数の生産はほかの種より多くなり、この莫大な花粉粒の生産に流れる同化産物は小形花粉粒を形成することで節約しているといえる。

5 種子生産と同化産物の投資

種子1個を生産するために投資される同化産物(乾物)はどれほどかを検討しよう。

開花年ごとに生殖器官に流れた同化産物量 R を種子数 S で割った値、すなわち投資量を求めると、種子並作の1986年が $0.648 (=1803 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1} \div 2784000 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$ 、1987年と1988年の凶作には 1.27 g と 1.29 g になった。各々の年の種子重は 0.227 g 、 0.201 g 、 0.209 g である。故に、並作の1986年に1種子生産への投資は種子自体の重量の2.9倍($=0.648 \text{ g} / 0.227 \text{ g}$)、ほかの年は6.3倍と6.2倍であった。おおまかに並作年は3倍、凶作年6倍である。

この種子対投資の重量比は、重量散布種子をもつオニグルミ、コナラ、ミズナラおよびトチノキの各林分では、豊作年2~3.5倍、凶作年5~7倍¹⁴⁾、ブナの豊作の年に3.5倍¹⁵⁾と報告されており、これらの値は今回の結果と一致している。

おわりに

本調査は4年間行なったが、シイのばあい、開花年でみると3カ年の資料になる。そのうえ今回は、種子生産は並~凶作、生産量の年次変動も小さかったために、種子豊凶の原因を十分に明らかにすることができなかった。樹体につく果実を当年生と1年生とに分けて、次の報告では検討する予定である。

謝辞

本調査は松尾大社の境内林の提供を受けて実施した。ここに厚く御礼申し上げる。

引用文献

- 1) 岩月鉄平 (1989) : シイ成熟林における生殖器官の生産量に関する研究. 京都府大農学部林学科卒業論文, 52pp.
- 2) 気象庁 (1982) : 全国気温・降水量別平年値表 (1951~1978). 気象庁観測技術資料, 46, 205pp.
- 3) 北村四郎・村田 源 (1979) : 原色日本植物図鑑, 木本編Ⅱ. 545pp. 保育社, 東京.
- 4) MATSUDA, K. (1982): Studies on the early phase of the regeneration of a Konara (*Quercus serrata* THUNB.) secondary forest. I. Development and premature abscission of Konara oak acorns. Jpn. J. Ecol., 32: 293-302.
- 5) 齋藤秀樹 (1986) : オニグルミ林分の花粉生産速度. 京都府大学報・農, 38: 7-16.
- 6) 齋藤秀樹 (1990) : 残土処理場に成立したオオバヤシャブシ幼齢群落の乾物生産の特徴—とくに繁殖器官について—. 日林誌, 72: 208-215.
- 7) 齋藤秀樹・竹岡政治 (1983) : 壮齢ヒノキ人工林の花粉生産量. 日生態会誌, 33: 365-373.
- 8) SAITO, H. and TAKEOKA, M. (1985): Pollen production rates in a young Japanese red pine forest. Jpn. J. Ecol., 35: 67-76.
- 9) 齋藤秀樹・竹岡政治 (1987) : 裏日本系スギ林の生殖器官生産量および花粉と種子生産の関係. 日生態会誌, 37: 183-195.
- 10) 齋藤秀樹・今井英行・中口 努・久後地平・川瀬博隆・竹岡政治 (1989): 林齢の異なるミズナラ林

における雄花, 花粉, 雌花及び種子生産の比較. 京都府大学報・農, 41: 46-58.

- 11) SAITO, H., IMAI, H. and TAKEOKA, M. (1991): Peculiarities of sexual reproduction in *Fagus crenata* forests in relation to annual production of reproductive organs. Ecol. Res. 6: 277-290 (in press)
- 12) 齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治 (1987) : シイ林における生殖器官各部の生産量と種子生産に影響する要因. 京都府大学報・農, 39: 26-39.
- 13) 齋藤秀樹・井坪豊明・神田信行・小川 享・竹岡政治 (1990) : トチノキ林の再生産器官の生産量—とくに花粉と種子について—. 京都府大学報・農, 42: 31-46.
- 14) 齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治 (1991) : コナラ林の再生産器官の生産量—種子生産のための同化産物の投資—. 京都府大演習林報, 35: 1-14.
- 15) 齋藤秀樹・川瀬博隆・竹岡政治 (1988) : 東向き及び西向き斜面のミズナラ老齢林における花粉, 雌花及び種子生産の比較. 京都府大学報・農学, 40: 39-47.
- 16) 齋藤秀樹・中口 努・久後地平・竹岡政治 (1987) : コナラ成熟林における繁殖器官各部の乾物生産と種子生産における花粉粒及びめ花数の関係. 京都府大学報・農, 39: 40-48.

Summary

In a mature stand of Shii chinkapin (*Castanopsis cuspidata* SCHOTTKY) at Matsuotaisya shrine, Arashiyama, Kyoto, annual production rates of reproductive organs were studied using 20 litter traps (each 50 cm × 50 cm in mouth area) in 1986—1989, and those of pollen were estimated by multiplying the number of fallen male catkins per ha per year by the mean amount of pollen per catkin before anthesis. The main results were as follows.

The pollen production rate of 218—359 kg d.w. ha⁻¹ yr⁻¹ was one of the highest among other species, and that of 64.2—103 × 10¹² ha⁻¹ yr⁻¹ was by far the largest number; moreover, these showed small year-to-year fluctuations. Such a huge number of pollen grains, however, was balanced by the number of ovules in a stand (numerical ratio of pollen grains to ovules: 4.1—8.3 × 10⁵). The light pollen grains (1.94—4.30 × 10⁻⁶ mg d.w.) save the

assimilation products invested in pollen formation. Dry matter of reproductive organs by the year of anthesis was within the range 1609–1803 kg d.w. ha⁻¹, and those of male and female parts were inversely proportional to each other. Annual production rates were within the range 1237–2204 kg d.w. ha⁻¹ yr⁻¹, equivalent to values in years of average to poor seed crop. There was no relationship between the annual production rates (by weight) of male and female parts, because fruit maturation requires two growing seasons. In three years among four, the 0- and 1-yr-old parts showed equal dry weight allocation. Seed-

maturing ratios or numerical ratios of mature nuts to total female flowers were small (5.5%–10.6%), being approximately equal to those of other species. The year-to-year trend in nut production (by number) paralleled those of seed-maturing ratio and the number of female flowers. Mean nut weight vs. assimilation products necessary for producing a single nut, calculated by dividing the dry-matter production rate of overall parts by the number of nuts, was 1:3 in a year with an average seed crop, and 1:6 in a year with a poor crop. This seed production effort was similar to those of five other barachorous species.

Appendix 1. Floristic composition of the *C. cuspidata* stand studied.

Species	No. trees		DBH (cm)		Basal area
	Per plot	(ha ⁻¹)	Mean	Min–Max	m ² ha ⁻¹ (%)
Overstory:		77 (299)	—		35.13 (100)
<i>Castanopsis cuspidata</i>	シイ	72 (279)	38.8	19.7–61.8	34.95 (99.5)
<i>Mallotus japonicus</i> (climbers)	アカメガシワ	1 (4)	13.3		0.05 (0.1)
<i>Wisteria floribunda</i>	フジ	3 (12)	10.2	7.0–12.8	0.10 (0.3)
<i>Uncaria rhynchophylla</i>	カギカズラ	1 (4)	9.9		0.03 (0.1)
Uunderstory:		317 (1229)	—		5.92 (100)
<i>Symplocos lancifolia</i>	シロバイ	218 (845)	6.9	4.8–17.3	3.36 (56.7)
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	ヒノキ	26 (101)	10.3	5.6–17.4	0.91 (15.4)
<i>Cleyera japonica</i>	サカキ	23 (89)	8.0	4.5–24.2	0.60 (10.1)
<i>Symplocos prunifolia</i>	クロバイ	18 (70)	7.1	4.5–18.1	0.34 (5.7)
<i>Castanopsis cuspidata</i>	シイ	5 (19)	9.8	5.4–17.2	0.17 (2.9)
<i>Cinnamomum camphora</i>	クスノキ	4 (14)	7.1	4.6–11.5	0.07 (1.2)
<i>Ligustrum japonicum</i>	ネズミモチ	4 (14)	5.8	4.5–6.9	0.04 (0.7)
<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	3 (12)	6.8	5.4–7.6	0.04 (0.7)
<i>Camellia japonica</i>	ツバキ	3 (12)	4.9	4.5–5.4	0.02 (0.3)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシヤブラ	2 (8)	11.6	5.4–17.8	0.11 (1.8)
<i>Neolitsea aciculata</i>	イヌガシ	2 (8)	5.8	5.5–6.0	0.02 (0.3)
<i>Styrax japonica</i>	エゴノキ	2 (8)	5.4	5.2–5.6	0.02 (0.3)
<i>Ilex integra</i>	モチノキ	1 (4)	21.3		0.14 (2.4)
Others (6 spp. ^a)		6 (23)	7.0	5.3–8.8	0.09 (1.5)
Shrub layer ^b :		1386 (5371)	—		1.26 (100)
<i>Camellia japonica</i>	ツバキ	350 (1356)	1.8	0.6–3.1	0.25 (19.8)
<i>Cleyera japonica</i>	サカキ	308 (1194)	1.6	1.0–2.7	0.23 (18.2)
<i>Symplocos lancifolia</i>	シロバイ	294 (1139)	2.4	0.8–3.9	0.51 (40.5)
<i>Castanopsis cuspidata</i>	シイ	112 (434)	1.7	1.3–1.9	0.04 (3.2)
<i>Quercus glauca</i>	アラカシ	70 (271)	0.9	0.6–1.5	0.02 (1.6)
<i>Gardenia jasminoides</i>	コクチナシ	70 (271)	1.5	0.8–2.3	0.06 (4.8)
<i>Aucuba japonica</i>	アオキ	42 (163)	1.8		0.01 (0.8)
<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	42 (163)	3.0		0.08 (6.3)
Others (6 spp. ^c)		98 (380)	1.9	0.9–2.9	0.06 (4.8)
		1780 (6899)	—		42.31

Area of plot: 2580.3 m² or 45 m×75 m on the slope.

^a: *Michelia compressa*オガタマ, *Rhus sylvestris*ヤマハゼ, *Prunus grayana*ウワミズザクラ,
Ilex rotunda クロガネモチ, *Celtis sinensis*エノキ, *Quercus glauca*アラカシ.

^b: shrubs less than 4.5 cm DBH within the sub-plot of 184.3 m² or 45 m×5 m on the slope.

^c: *Photinia glabra*カナメモチ, *Michelia compressa*オガタマ, *Neolitsea aciculata*イヌガシ,
*Pieris japonica*アセビ, *Camellia sinensis*チャノキ, *Wisteria floribunda*フジ.

Appendix 2. Mean dry weight and number of pollen grains contained in male catkins before anthesis by sampled trees, from which the catkins were collected.

Tree No.	1	2	3	4
(1) 1986 (collected on 12 May 1986)				
Number of				
stamens per flower: <i>s'</i>	12.2±0.9	11.8±0.9	11.4±0.9	11.2±1.1
flowers per catkin: <i>mf</i>	37.5±11.1	38.8±9.0	46.0±10.6	38.0±10.7
	<i>n</i> =61	<i>n</i> =55	<i>n</i> =65	<i>n</i> =52
stamens per catkin: <i>s</i>	457.5	457.8	524.4	425.6
Weight of pollen				
per stamen: <i>p''</i> (mg)	0.0165±0.0016	0.0265±0.0009	0.0247±0.0017	0.0190±0.0014
per flower: <i>p'</i> (mg)	0.201	0.313	0.282	0.213
per catkin: <i>p</i> (mg)	7.54	12.1	13.0	8.09
Number of pollen grains				
per stamen: <i>p''</i>	5349±841	7569±1042	6316±1531	6511±823
per flower: <i>p'</i>	65300	89300	72000	72900
per catkin: <i>p</i>	2.45×10 ⁶	3.46×10 ⁶	3.31×10 ⁶	2.77×10 ⁶
Weight of a single grain (mg)	3.08×10 ⁻⁶	3.50×10 ⁻⁶	3.91×10 ⁻⁶	2.92×10 ⁻⁶
(2) 1987 (collected on 6 May and 11 May 1987)				
Number of				
stamens per flower: <i>s'</i>	12.4±0.8	11.9±0.8	11.6±0.7	12.3±1.2
flowers per catkin: <i>mf</i>	30.9±4.7	33.9±6.2	64.0±13.5	32.8±6.4
	<i>n</i> =107	<i>n</i> =107	<i>n</i> =55	<i>n</i> =105
stamens per catkin: <i>s</i>	383.2	403.4	742.4	403.4
Weight of pollen				
per stamen: <i>p''</i> (mg)	0.0175±0.0016	0.0202±0.0028	0.0185±0.0019	0.0097±0.0025
per flower: <i>p'</i> (mg)	0.217	0.240	0.215	0.119
per catkin: <i>p</i> (mg)	6.71	8.14	13.8	3.90
Number of pollen grains				
per stamen: <i>p''</i>	5679±712	6347±891	5699±595	5012±922
per flower: <i>p'</i>	70400	75500	66100	61600
per catkin: <i>p</i>	2.18×10 ⁶	2.56×10 ⁶	4.23×10 ⁶	2.02×10 ⁶
Weight of a single grain (mg)	3.08×10 ⁻⁶	3.18×10 ⁻⁶	3.25×10 ⁻⁶	1.94×10 ⁻⁶
(3) 1988 (collected on 13 May and 16 May 1988)				
Number of				
stamens per flower: <i>s'</i>	12.4±1.0	11.6±0.9	11.4±0.8	10.4±1.1
flowers per catkin: <i>mf</i>	35.2±6.9	37.9±8.8	49.6±14.1	34.6±8.0
	<i>n</i> =101	<i>n</i> =101	<i>n</i> =105	<i>n</i> =101
stamens per catkin: <i>s</i>	436.5	439.6	565.4	359.8
Weight of pollen				
per stamen: <i>p''</i> (mg)	0.0172±0.0016	0.0243±0.0014	0.0195±0.0021	0.0130±0.0010
per flower: <i>p'</i> (mg)	0.213	0.282	0.222	0.135
per catkin: <i>p</i> (mg)	7.50	10.7	11.0	4.67

Number of pollen grains				
per stamen: p''	5331±548	6942±865	4537±1034	4839±951
per flower: p'	66100	80500	51700	50300
per catkin: p	2.33×10^6	3.05×10^6	2.56×10^6	1.74×10^6
Weight of a single grain (mg)	3.23×10^{-6}	3.50×10^{-6}	4.30×10^{-6}	2.69×10^{-6}

(4) 1989 (collected on 9 May 1989)

Number of				
stamens per flower: s'	12.1±0.9	—	11.5±0.9	11.3±1.0
flowers per catkin: mf	42.4±10.7	—	62.0±11.0	40.4±10.5
	$n=102$		$n=102$	$n=101$
stamens per catkin: s	513.0	—	713.0	456.5
Weight of pollen				
per stamen: p'' (mg)	0.0178±0.0009	—	0.0148±0.018	0.0135±0.0011
per flower: p' (mg)	0.215	—	0.170	0.153
per catkin: p (mg)	9.12	—	10.5	6.18
Number of pollen grains				
per stamen: p''	6173±788	—	5765±1549	4284±1017
per flower: p'	74700	—	66300	48400
per catkin: p	3.17×10^6	—	4.11×10^6	1.96×10^6
Weight of a single grain (mg)	2.88×10^{-6}	—	2.57×10^{-6}	3.15×10^{-6}

Figures represent mean or mean with ±SD.

Weight of a single grain: weight of pollen grains per stamen divided by grain number.

 n : sampled number of catkins; number of samples per tree for s' , 60 stamens; p'' by weight, 60 stamens; p'' by number, 15 stamens.

No catkins bearing on Tree No. 2 in 1989 were found.

 $p=mf \cdot p'$ (Eq.2 in text). $p'=s' \cdot p''$ (Eq.3). $s=mf \cdot s'$ (Eq.4).

Appendix 3. Coefficient of variation for 20 litter traps (each 50 cm×50 cm in mouth area).

Year of flowering	1985	1986	1987	1988	1989
(1) By dry weight					
Catkins, open		0.277	0.317	0.189	0.264
Catkins, not open		—	0.469	0.453	0.467
Nuts	1.11	0.741	1.70	1.01	
Burs	1.34	0.795	1.43	1.05	
Immature fruits	(0.696)	0.631	1.15	0.882	(—)
Main axes	(—)	—	—	0.795	(0.899)
(2) By number					
Catkins, open		0.437	0.349	0.288	0.497
Catkins, not open		—	0.439	0.395	0.683
Nuts	1.13	0.737	1.72	1.22	
Burs	1.33	0.720	1.41	1.15	
Immature fruits	(0.409)	0.399	0.488	0.601	(0.925)
Main axes	(0.684)	0.429	0.506	0.538	(0.848)